

杜鹃属(*Rhododendron* L.)的地理分布 及其起源问题的探讨

闵天禄 方瑞征

(中国科学院昆明植物研究所)

杜鹃是人们所熟知的高山花卉,以它丰富的种类、独特的景观、优美的姿态和艳丽花朵吸引着不少分类学家、生态学家和园艺学家对它们进行了广泛的研究和引种。我们在编写西藏植物志和云南植物志的基础上,试图就该属植物的地理分布及其起源问题进行初步的探讨。

(一) 属的现代分布区

杜鹃属是被子植物中的一个大属,可分为5个亚属^[17],共达850余种,广布于欧、亚、北美的温带地区,在亚洲,它们向南延伸至马来西亚地区诸岛屿,已知非洲和南美洲没有杜鹃分布,大洋洲仅澳大利亚东北部(昆士兰)有1种(图1),因此,它们属于典型的北温带分布式样。



图1 杜鹃属(*Rhododendron* L.)的世界分布

本属中5个亚属的分布是(表1): (1) 常绿杜鹃亚属 (Subg. *Hymenanthus*), 通常为乔木或大灌木, 无鳞片, 叶常绿、较大, 花序和花通常较大, 它们是系统演化中较为原始的一群, 仅有1组, 共22亚组, 约270余种, 除长序杜鹃亚组 (Subsect. *Pontica*) 间断分布于欧、亚、北美外, 其余21亚组均局限于亚洲东部和东南部 (我国22个亚组均有), 较集中地分布于我国西南部和喜马拉雅地区, 其中露珠杜鹃亚组 (Subsect. *Irrorata*) 少数种类分布到中南半岛和苏门答腊; 树形杜鹃亚组 (Subsect. *Arborea*) 1种在印度东南部和斯里兰卡有分布。(2) 杜鹃亚属 (Subg. *Rhododendron*), 多数是矮小灌木, 具鳞片, 叶片和花通常较小。这一亚属遍布本属分布区的范围, 显系第三纪以来获得高度发展的类群, 共有3组, 约470余种。杜鹃组 (Sect. *Rhododendron*) 有27亚组, 约170余种, 除1亚组 (Subsect. *Ferruginea* 3种) 分布欧洲、1亚组 (Subsect. *Caroliniana* 3种) 分布北美外, 其余25亚组集中分布于我国西南部和喜马拉雅地区, 其中高山杜鹃亚组 (Subsect. *Lapponica*) 1种环北极分布, 1种产亚洲北部 (苏联贝加尔湖); 三花杜鹃亚组 (Subsect. *Triflora*) 和有鳞大花亚组 (Subsect. *Maddenia*) 少数种类延伸到中南半岛。髯花杜鹃组 (Sect. *Pogonanthum* 16种) 自我国西南部沿喜马拉雅分布到阿富汗和巴基斯坦。越桔杜鹃组 (Sect. *Vireya*) 约286种, 中国西南部和喜马拉雅地区有少数种类, 较集中地分布于马来西亚地区。(3) 羊躑躅亚属 (Subg. *Pseudanthodendron*), 有22种, 主要集中于北美, 欧洲和亚洲 (我国华东到日本) 有少数种类。(4) 映山红亚属 (Subg. *anthodendron*), 约59种, 自我国云南、四川通过华南、华东到日本, 向南伸展到中南半岛和菲律宾。上述两个亚属均为落叶、无鳞类群。(5) 马银花亚属 (Subg. *Azaleastrum*), 有27种, 分布与上一亚属相似, 向南到达马来半岛, 这是一群常绿、无鳞、单花腋生的类群。

我国5个亚属均有, 约470余种, 占世界种类的54%; 马来西亚地区有2亚属279种, 占世界的33%; 北美有3亚属24种, 占3%; 欧洲有3亚属9种, 占1%。

我国除宁夏和新疆外均有杜鹃的分布, 但主要集中于西南地区, 近400种, 占国产种类的88% (其中云南223种, 四川144种, 西藏170种)。如果加上毗邻的东喜马拉雅地区 (印度东北部、不丹至尼泊尔) 在内, 其种类达到世界种类的60%左右。因此, 中国一喜马拉雅地区是现代杜鹃的最大分布中心, 人称这一地区为世界杜鹃的大花园。

(二) 分布区的起源

近代化石资料说明, 杜鹃在第三纪已遍布北半球, 因而它们起源的时间必然可以追溯到白垩纪。

关于杜鹃的起源地, Кузнецов (转引自吴鲁夫^[1]), J. Hutchinson^[20], G.D. Leach^[22]多少一致地认为杜鹃属植物起源于喜马拉雅至缅甸和我国云南、四川。近代的板块学说和近年来我国对珠穆朗玛峰及青藏高原的科学考察证明了整个喜马拉雅山脉及其南翼是冈瓦纳古陆的一部分, 而喜马拉雅山脉以东的缅甸、云南、四川则属于劳亚古陆 (欧亚板块) 的东南缘, 因此, 杜鹃不可能同时起源于两块彼此远离的 (印度板块于白垩纪刚与非洲分离, 直至第三纪初才与欧亚板块相接近) 古陆上。现今的资料还证明印

度和非洲没有杜鹃的化石记载, 南亚除印度东北部外, 仅有1种至北纬 14° 以南, 因此, 属于冈瓦纳古陆的印度板块(包括整个喜马拉雅地区)不可能是杜鹃的摇篮地。而云南西部至西北部、四川西南部、缅甸东北部(迈立开江以东)及毗邻的藏东南察隅地区, 这一被子植物发生前就存在的古老高地, 自白垩纪气候就保持温暖、湿润, 以没有多大变化为特征, 所以这里不仅是杜鹃的天然避难所, 而且就本属植物的现代种类和分布情况的分析, 不难理解这里也是杜鹃在古代种类发生和种群分化的关键地区。

杜鹃在这一地区具有以下区系特点: (一) 类群的多样性。本属5个亚属中有4个亚属分布在这里, 同时具有形态、习性的多样性, 无鳞或有鳞、常绿或落叶、陆生或附生类型均可见到。(二) 种类的丰富性。这里有315种, 占国产种类的70%, 为世界种类的36%。(三) 特有种较多, 315种中特有种达236种, 占75%。(四) 本属系统演化中的原始和较原始的亚组集中分布在这里: 杯毛杜鹃亚组(Subsect. *Falconera*) 8/13*, 大叶杜鹃亚组(Subsect. *Grandia*) 11/14; 云锦杜鹃亚组(Subsect. *Fortunea*) 22/29; 有鳞大花亚组(Subsect. *Maddenia*) 18/43。可见, 这里杜鹃种类的丰富、类型之多样、特有种比例之高、原始类群之集中是其他地区所不能比拟的。

在该属植物的系统演化中, 常绿杜鹃亚属中的杯毛杜鹃亚组(Subsect. *Falconera*) 和大叶杜鹃亚组(Subsect. *Grandia*) 具有合瓣花最为原始的性状: (1) 常绿乔木或大乔木, 具有粗壮、高大的树干。(2) 具有大型、厚革质的叶片, 中脉和侧脉粗壮、凹陷。(3) 花序轴粗壮、伸长。(4) 花大, 杵臼状; 花基数多: 花萼7—10裂, 花冠7—10裂, 雄蕊12—18(—20)枚, 子房11—16(—20)室。J. Hutchinson^[19], 认为这两个原始亚组是本属植物的祖先, 其原始性状显示了杜鹃属通过山茶科(*Theaceae*) 和第伦桃科(*Dilleniaceae*) 与木兰科(*Magnoliaceae*) 之间的联系。

杯毛杜鹃亚组(Subsect. *Falconera*) 的分布如图2, 共有13种, 分布中心在云南西北部、四川西南部、缅甸东北部及毗邻的西藏东南部察隅地区, 这里有8种(全为特有种), 锡金和不丹4种(特有种3, 另1种与藏东南共有), 印度东北部1种(特有)。产喜马拉雅的杯毛杜鹃(*R. falconeri* Hook.f.) 近于云南西北部的夺目杜鹃(*R. arizelum* Balf.f. et Forrest), 毛被几乎一致; 同样, 绣球杜鹃(*R. hodgsoni* Hook.f.) 与云南的革叶杜鹃(*R. coriaceum* Franch.) 相近。由此可见, 喜马拉雅的种类是早第三纪从云南、四川和缅甸东北部向西分布的地理替代种。

大叶杜鹃亚组(Subsect. *Grandia*) 分布区(图2)与上一亚组相似, 共有14种。云南、四川和缅甸北部及邻接的西藏察隅地区有11种(特有种10, 与不丹共有种1), 西藏南部(喜马拉雅南坡)2种, 印度东北部和缅甸北部共有1种。可见印度东北部、不丹和锡金全无特有种, 锡金、不丹和西藏产的大叶杜鹃(*R. grande* Wight) 与云南、缅甸东北部、西藏东南部产的凸尖杜鹃(*R. sinogrande* Balf. f. et W.W. Smith) 很相似, 显然也是后者向西分布的替代种。

举上述2个原始亚组的四个代表种为例: 属于杯毛杜鹃亚组的大王杜鹃(*R. rex*

* 斜线右边为该亚组的种数, 斜线左边为该地区的种数。

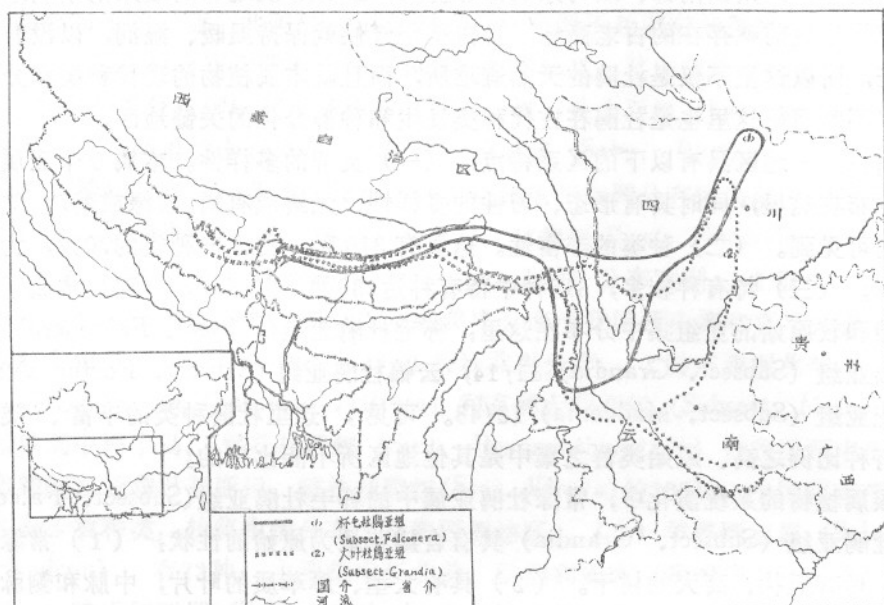


图2 杜鹃属 (*Rhododendron* L.) 两个原始亚组的分布区

Lévl.) 和假乳黄杜鹃 (*R. fictolacteum* Balf.f.), 均具有高大的树干和较大的叶片, 前者叶背面密生碗状全缘的毛被, 这种全绿的复毛是此亚组毛被的初始类型; 后者毛被漏斗状, 毛的边缘略锐裂。属于大叶杜鹃亚组的凸尖杜鹃和大树杜鹃 (*R. giganteum* Forrest et Tagg) 前者叶大型, 长达70厘米, 花序轴和花梗极伸长, 粗壮; 后者高达25米, 具有粗壮的树干, 周长可达2.8米。这4种的分布 (图3): 第一种自滇中跨越金沙江分布到四川西南部, 生于海拔2300—2600米的山地常绿阔叶林或混交林, 2600—2900米的针阔混交林, 2900—3180米的暗针叶林; 第二种自滇西北至川西南, 生于2500—3700米; 第三种分布于滇西北和缅甸东北部向藏东南延伸, 海拔1700—3800米; 第四种仅分布于高黎贡山西坡的腾冲附近, 海拔2800—3000米。虽然它们都跨越了常绿阔叶林、针阔混交林到暗针叶三个垂直带, 但它们分布的基带都为亚热带山地常绿阔叶林, 恰好揭示了它们的始生环境。

上述分析有助于作出如下的推断, 中生代以来, 地史古老、自然条件优越的康滇古陆, 可能就是杜鹃的起源中心或摇篮地。从而就一个方面证实了吴征镒教授的论述〔7〕, 即我国南部、西南部和中南半岛在北纬20°—40°间的广大地区, 也即古北大陆南缘, 不仅是东亚温带、亚热带植物区系的发源地, 也是北美、欧洲温带植物区系的发源地。

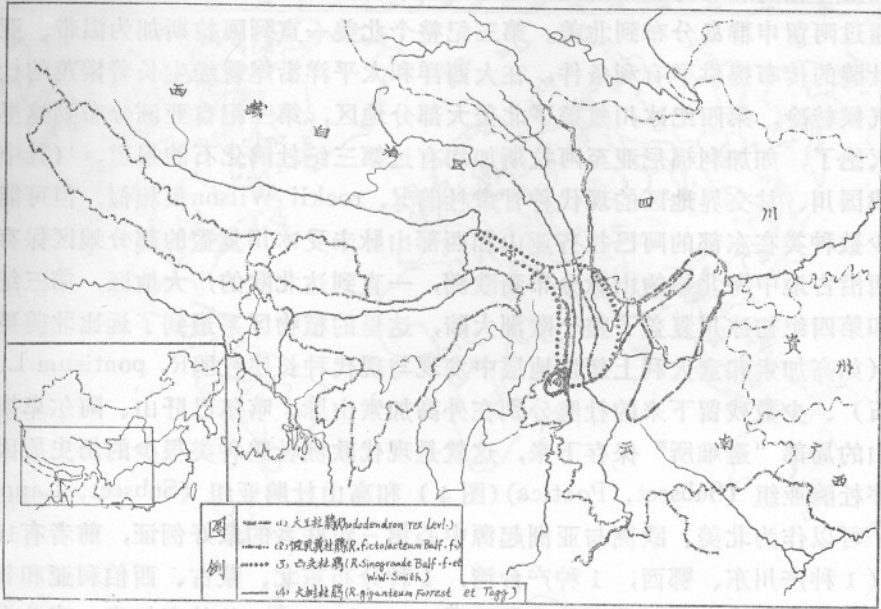


图3 杜鹃属 (*Rhododendron* L.) 四个原始种的分布区

(三) 分布区历史的演变

横断山脉地区不仅地史古老,而且地形气候也十分复杂,垂直分布明显,形成了相对隔离的环境,便于接受印度洋暖湿气流,造成杜鹃生长的优越条件,加以第四纪冰期在此并无大面积冰盖,而是山谷冰川和山麓冰川,冰川的进退只是引起自然植被带的垂直位移。因而一些适应高寒生境的杜鹃逐渐分化发展起来,时至今日,在这里集中了杜鹃属最为丰富的高山种类。

关于青藏高原地区,大约第三纪早、中期以前,西藏大部分地区气候温和湿润,雅鲁藏布江以北尚有常绿、叶片较大的杜鹃生长,发生于第三纪末、第四纪初的喜马拉雅造山运动,极大的改变了青藏地区的自然面貌,随着山脉的隆升,干旱寒冷气候和冰川大规模地发展起来,喜马拉雅山的屏障作用使高原内部的水热条件发生了根本的改变,喜暖类型的杜鹃逐渐消失,如南木林中新世地层中发现的两种杜鹃叶化石^[13] (一为椭圆叶杜鹃 *Rhododendron sanzugawaense* Huzioka et Umura, 与日本本州秋田县中新世晚期的化石为同种;另一种定名为南木林杜鹃 *R. namlingense* Li et Ko, 与产尼泊尔、锡金、不丹至藏东南、滇西北的现代种鳞腺杜鹃 *R. lepidotum* Wall. 相似,但叶柄较短)。只有在喜马拉雅南侧和东喜马拉雅保存了早第三纪分布于此的原始类群,而青藏高原上现代杜鹃的种类既没有原始类群,特有种也很少,许多在横断山脉地区分化发展的高山类群继续向西分布到这里,同时在青藏地区又有了新的分化,有些可能是第四纪以来还在分化中的年青类型,也可见它们在青藏地区分布历史的短暂。

杜鹃自起源中心发生后,向四周扩展,向东到达日本(日本本州秋田县中新世晚期

的化石椭圆叶杜鹃和北海道西南部中新纪地层中所发现的叶化石，未鉴定到种）和西伯利亚，通过阿留申群岛分布到北美。第三纪整个北美一直到阿拉斯加为温带、亚热带气候，对杜鹃的传布提供了有利条件，在大西洋和太平洋沿岸曾经生长着繁茂的杜鹃，晚第三纪气候转冷，第四纪冰川复盖了北美大部分地区，第三纪自亚洲分布到这里的种类大部分灭绝了，如加利福尼亚至阿拉斯加均有过第三纪杜鹃化石的报道，（其中有一种据称与我国川、甘交界地区的现代种甘肃杜鹃 *R. rockii* Wilson 很相似，但可能鉴定有误），少数种类在东部的阿巴拉齐亚山和西部山脉未受冰川复盖的部分地区保存下来。

向西沿古地中海北岸的山脉分布到欧洲，一直到达北欧的广大地区，第三纪末的大旱气候和第四纪初冰川复盖了整个欧洲大陆，这里的植物区系遭到了远比北美更为严重的破坏（如高加索和意大利上新世地层中发现与现代种长序杜鹃 *R. ponticum* L. 很相似的叶化石）、少数残留下来的杜鹃分别在外高加索山脉、喀尔巴阡山、阿尔卑斯山和比利牛斯山的局部“避难所”保存下来，这就是现代欧洲杜鹃种类很少的历史原因。

长序杜鹃亚组 (Subsect. Pontica) (图 4) 和高山杜鹃亚组 (Subsect. Lapponica)

(图 5) 可以作为北美、欧洲与亚洲起源中心第三纪联系的最好例证，前者有 16 种、我国 3 种（1 种产川东、鄂西，1 种产台湾，1 种分布东北、蒙古、西伯利亚和日本），日本 6 种，外高加索 4 种（其中长序杜鹃 *R. ponticum* L. 从外高加索一直分布到比利牛斯山），美国西部 1 种，东部 2 种（1 种延伸到加拿大东部）。后一亚组共有 26 种，1 种分布在苏联贝加尔湖南部（贝加尔杜鹃 *R. burjaticum* Malyshev），另 1 种（高山杜鹃 *R. lapponicum* (L.) Wahlenb.）环北极分布，其余集中分布于滇西北和川西，少数种类分布到藏东南至尼泊尔、青海、甘肃和陕西南部。不难看出，杜鹃在第三纪已遍

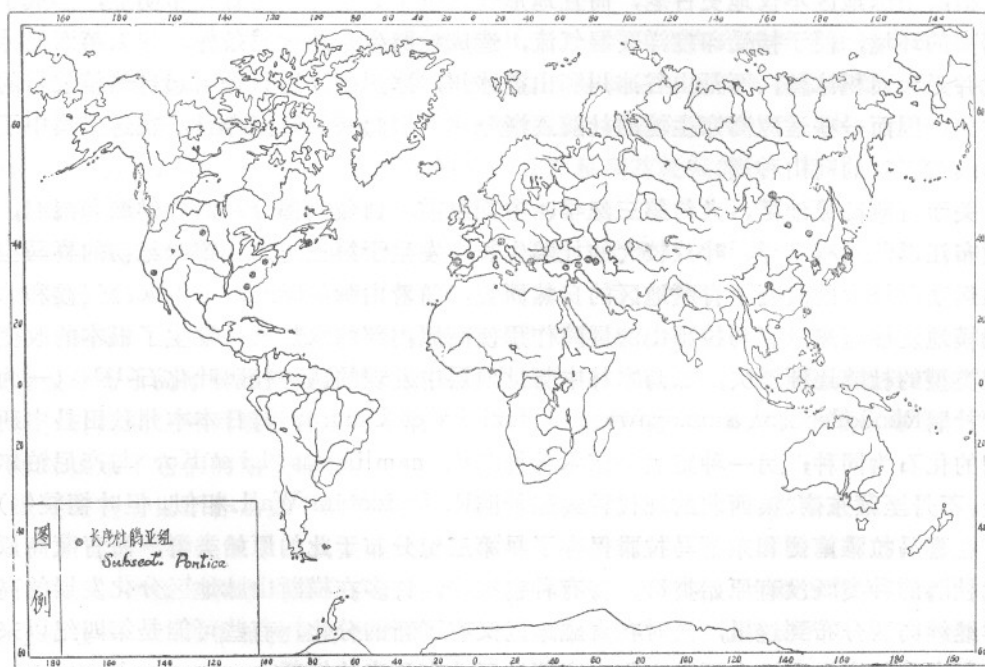


图 4 长序杜鹃亚组 (Subsect. Pontica) 的间断分布



图5 高山杜鹃亚组 (Subsect Lapponica) 的间断分布

布古北大陆，随着古北大陆古气候的变迁，喜温和、湿润的杜鹃多数种类灭绝了，有些则残存于欧、亚、北美的“避难所”保留至今，因而展现为现代间断分布的图景。

第三纪杜鹃自起源中心沿缅甸和云南的古老山脉向南伸展，经中南半岛到达马来西亚地区各岛。Steenis(转引自吴鲁夫^[1])指出，马来西亚岛屿山岳本身彼此有联系，而且是缅甸、云南古老山脉的延续，这种联系在更新世才中断的。这就阐明了杜鹃向南分布的可能性。关于西马来西亚植物区系横越华莱士线分布到东马来西亚，Schuster^[23]作了较详尽的论述，杜鹃在马来西亚的传布也正是这样发生的。

作为马来西亚与起源中心联系的例证的露珠杜鹃亚组 (Subsect. Irrorata) 和 越桔杜鹃组 (Sect. Vireya)，前者共有22种，川、滇、藏和缅甸北部16种，贵州、广西和湖南2种，印度东北部和不丹2种(与云南和西藏共有)，越南3种(2种与云南共有)，马来半岛1种，苏门答腊2种。后者共280余种，云南、西藏、缅甸3种(其中1种分布到尼泊尔)，贵州和广西1种，台湾1种，越南南、北部4种(1种与云南东南部共有)，泰国1种，马来半岛11种，其余绝大多数种类均集中分布于马来西亚各岛屿。

马来西亚诸岛屿上的杜鹃种类主要是热带高山的单一类群(越桔杜鹃组 Sect. Vireya)，岛屿的隔离有利于它们的分化和特有种的形成，而岛屿山岳所特有的气候条件(湿润、凉爽)又为它们的分化发展创造了条件，在这里种类高度繁衍，岛屿特有种极为丰富，形成了又一个分布中心。而这一近代分布中心由于其代表类型仅有很少数组 and 亚组级类群，显然是一个次生分化中心。

(表续)

				欧 北 亚			中										国														
				洲	美	洲	种数	云南	西藏	四川	贵州	广西	广东	湖南	江西	福建	台湾	浙江	江苏	安徽	湖北	河南	山东	河北	山西	陕西	甘肃	青海	内蒙	东北区	
(22) 圆叶杜鹃亚组 " Williamsiana						1	1			1																					
(二) 杜鹃亚属 Subg. Rhododendron				4	4	473	169	89	76	53	3	2	1	1	2	1	1					1	1	2	1	2	5	4	1	3	
1. 杜鹃组 Sect. Rhododendron				4	4	171	149	83	64	47	2	1	1	1	2	1						1	1	2	1	2	3	2	1	3	
(1) 阿富汗杜鹃亚组 Subsect. Afhania						2																									
(2) 辐花杜鹃亚组 " Baileya						1	1		1																						
(3) 黄花杜鹃亚组 " Boothia						7	7	4	6																						
(4) 茶花杜鹃亚组 " Camelliaeflora						2	1		1																						
(5) 弯柱杜鹃亚组 " Campylogyna						1	1	1	1																						
(6) 北美杜鹃亚组 " Caroliniana					3																										
(7) 朱砂杜鹃亚组 " Cinnabarina						4	4		4																						
(8) 泡泡叶亚组 " Edgeworthia						3	3	3	3	1																					
(9) 锈色杜鹃亚组 " Ferruginea					3																										
(10) 草莓花杜鹃亚组 " Fragariflora						2	2		2																						
(11) 灰白杜鹃亚组 " Genestieriana						1	1	1	1																						
(12) 苍白杜鹃亚组 " Glauca						6	5	3	4																						
(13) 亮鳞杜鹃亚组 " Helirolepida						6	6	4	1	2																		1			
(14) 高山杜鹃亚组 " Lapponica				1	1	35	24	15	5	13																	1	2	2		1
(15) 鳞腺杜鹃亚组 " Lepidota						2	2	1	2	1																					
(16) 有鳞大花亚组 " Maddenia						42	29	15	13		2	1	1	1	2	1															
(17) 小花杜鹃亚组 " Micrantha						1	1	1		1												1			1	1				1	
(18) 黄绿杜鹃亚组 " Monantha						4	3	1	3																						
(19) 川西杜鹃亚组 " Moupinensia						3	3	1		3																					
(20) 北亚杜鹃亚组 " Rhodorastra						2	2																1	1							

参 考 文 献

- [1] E.B. 吴鲁夫 (1944), 仲崇信等译, 历史植物地理学. 科学出版社. 1964.
- [2] E.B. 吴鲁夫 (1943), 仲崇信、张梦庄译, 历史植物地理学引论. 科学出版社. 1960.
- [3] 中国科学院地质古生物研究所, 中国古地理图. 科学出版社. 1955.
- [4] 坡克罗夫斯卡娅著, 王伏雄译, 花粉分析. 科学出版社. 1956.
- [5] 姜恕, 川西滇北地区自然地理垂直分带和水平差异. 中国地理学会一九六二年自然区划讨论会论文集. 科学出版社. 1964.
- [6] 吴征镒、李锡文, 云南热带亚热带植物区系研究报告, 第一集. 科学出版社. 1965.
- [7] 吴征镒, 中国植物区系的热带亲缘. 科学通报. 1966年1月号.
- [8] 吴征镒, 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究, 1卷1期. 1979年.
- [9] 南京大学地理系地貌教研室, 中国第四纪冰川与冰期问题. 科学出版社. 1974年.
- [10] 徐仁, 西藏南部珠穆朗玛峰地区植物化石的发现及其意义. 植物学报 15(2):254—260, 1973.
- [11] 徐仁、陶君容、孙湘君, 希夏邦马峰高山栎化石层的发现及其在植物学上的意义. 植物学报 15(1):103—118, 1973.
- [12] 陶君容、孔昭宸, 云南洱源三营煤系的植物化石群和孢粉组合. 植物学报 15(1):120—130, 1973.
- [13] 李浩敏、郭双兴, 西藏南木林中新世植物群. 古生物学报 15(1):7—17, 1976.
- [14] 李文瀛、吴细芳, 云南中部晚第三纪和早第四纪的孢粉组合及其在古地理学上的意义. 地理学报 33(2):142—155, 1978.
- [15] Bowere, C.G., *Rhododendrons and Azaleas*. ed. 2. 1960.
- [16] Cowan, W.R., A survey of the Genus *Rhododendron*. The *Rhododendron Year Book* 4:29—58. 1949.
- [17] Cullen, J. et Chamberlain, D.F., A preliminary synopsis of the genus *Rhododendron*. Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 36(1):105—126. 1978.
- [18] Good, R., The Geography of the Flowering Plants. ed. 4. 180. 1974.
- [19] Hutchinson, J., Evolution and classification of *Rhododendrons*. The *Rhododendron Year Book* 1:42—47. 1946.
- [20] Hutchinson, J., The distribution of *Rhododendrons*. The *Rhododendron Year Book* 2:87—98. 1947.
- [21] Kingdon-Ward, F., *Rhododendron in the wild*. The *Rhododendron Year Book* 4:9. 1949.
- [22] Leach, D.G., *Rhododendron of the world*. 1962.
- [23] Philipson, W.R. et Philipson, M.N., A history of *Rhododendron*. classification. Not. Roy. Bot. Gard. Edind. 32(2):223—238. 1973.
- [24] Schuster, R.M., Continental movements, "Wallaces Line" and Indomalayan-Austrasian dispersal of land plants; some eclectic concepts. The *Botanical Review* 38:3—86. 1972.
- [25] Sleumer, H., Ein System der Gattung *Rhododendron* L. Bot. Jahrb. 74:511—552. 1949.
- [26] Sleumer, H., The genus *Rhododendron* L. in Indochina and Siam. *Blumea*, Suppl. 4:39—59. 1958.
- [27] Sleumer, H., *Rhododendron*. in *Flora Malesiana*, Ser. 1, 6:474—668. 1968.
- [28] Stevenson, J.B., The Species of *Rhododendron*. ed. 2. 1947.

ON THE ORIGIN AND GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF GENUS RHODODENDRON L.

Ming Tien-lu Fang Rhui-cheng 王

(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica*)

ABSTRACT

The genus *Rhododendron* possesses about 850 species, so it is one of the important component of the flora of the North Temperate Zone. In recent era, its center of the distribution lies in Western Szechuan, Northwestern Yunnan, Southeastern Tibet, and trough Upper Burma to Eastern Himalaya westwards. In this regions, it possesses not only abundant species and various groups (i.e. Sections and Subsections), but also the most primitive groups. Basing on these facts, a conclusion could be obtained that the Szechuan-Yunnan Old-land with its adequate surroundings during the geological period, may be the cradle of the genus. The disjunctive distribution at present of the genus *Rhododendron* in Europe, Asia and North America probably indicates the close relationship to its center of distribution.

By the analysis of the distribution of the species, characteristics of the floristic elements and the fossil records in the genus *Rhododendron*, we have proved that the flora of the North Temperate Zone were originated from the Southern edge of the Laurasia. This result is well agree with the conjecture proposed by Professor Wu Cheng-yih some years ago.